植 物 分 类 学 报 35(3):236～248(1997)
Acta Phytotaxonomica Sinica

柏科分类和分布:亚科、族和属*

江泽平 王豁然
(中国林业科学研究院林业研究所,北京 100091)

TAXONOMY OF THE CUPRESSACEAE: SUBFAMILIES, TRIBES AND GENERA

Jiang Ze-ping Wang Huo-ran
(*Chinese Academy of Forestry*, Beijing 100091)

Abstract Cupressaceae and Taxodiaceae have recently been merged under the earlier name Cupressaceae s. l. by many authors, as the two families are similar in a number of morphological characters. *Sciadopitys* S. et Z., which has often been treated as a morphologically isolated member of the Taxodiaceae, has recently been considered as a monotypic family, Sciadopityaceae. The Cupressaceae s. s. may be reorganized into two subfamilies. The Cupressoideae is composed of genera with the uppermost cone-scales infertile and can be divided into four tribes: Cupresseae, including *Cupressus*, × *Cupressocyparis*, *Chamaecyparis* and *Fokeinia*; Thujopsideae, including *Thuja*, *Thujopsis* and *Platycladus*; Junipereae, including *Juniperus* and *Microbiota*; and Tetraclineae, including *Calocedrus* and *Tetraclinis*. The Callitroideae is composed of genera with the uppermost cone-scales fertile and can be divided into three tribes: Actinostrobeae, including *Actinostrobus*, *Callitris*, *Fitzroya* and *Neocallitropsis*; Widdringtoneae, including *Pilgerodendron*, *Diselma* and *Widdringtonia*; Libocedreae, including *Libocedrus*, *Papuacedrus* and *Austrocedrus*. Five geographical distribution patterns are recognized in the 21 genera of Cupressaceae. (a) One genus, × *Cupressocyparis*, is a natural hybrid derived from selections in England; (b) Two genera, *Cupressus* and *Juniperus*, are distributed in Africa, Europe, Asia and North America; (c) Three genera, *Thuja*, *Chamaecyparis*, and *Calocedrus*, are disjunctly distributed in Eastern Asia and North America; (d) Five genera, *Actinostrobus*, *Callitris*, *Libocedrus*, *Papuacedrus* and *Widdringtonia*, have limited distribution; and (e) The other 10 genera, which are monotypic, are restricted to narrow areas except *Platycladus*. Three centers of genera diversity are identified in the Cupressaceae, i. e Eastern Asia with nine genera, southwestern North America with five genera, and Australia and its adjacent islands in the east with six genera, including New Zealand, Tasmania, New Caledonia, and New Guinea.

---

* 谨以此文纪念我们最敬爱的导师、中国科学院院士、著名林学家吴中伦教授。

1996-07-20 收稿。

Other important areas are western Mediterranean with three genera and Chile and Argentina with three genera.

Key words　Cupressaceae; Taxonomy; Distribution

摘要　柏科 Cupressaceae 和杉科 Taxodiaceae 有许多相似之处,近年来不少分类学家主张把两科合并成广义的柏科。原杉科中的金松属 *Sciadopitys* 与两科其他属的差异较大,被提升为单种科 Sciadopityaceae。本文根据球果可育种鳞的位置把柏科(狭义)分为 2 亚科,即上部种鳞不可育的柏木亚科 Cupressoideae 和上部种鳞可育的澳洲柏亚科 Callitroideae。综合其他形态学和解剖学证据,柏木亚科又分 4 族,即柏木族 Cupresseae(包括:柏木属 *Cupressus*、杂交柏属 × *Cupressocyparis*、扁柏属 *Chamaecyparis* 和福建柏属 *Fokeinia*)、侧柏族 Thujopsideae(包括:崖柏属 *Thuja*、罗汉柏属 *Thujopsis* 和侧柏属 *Platycladus*)、圆柏族 Junipereae(包括:圆柏属 *Juniperus* 和海参威柏属 *Microbiota*)以及香漆柏族 Tetraclineae(包括:翠柏属 *Calocedrus* 和香漆柏属 *Tetraclinis*)。澳洲柏亚科又分 3 族,即澳洲柏族 Actinostrobeae(包括:西澳柏属 *Actinostrobus*、澳洲柏属 *Callitris*、智利柏属 *Fitzroya* 和杉叶柏属 *Neocallitropsis*)、南非柏族 Widdringtoneae(包括:白智利柏属 *Pilgerodendron*、塔斯曼柏属 *Diselma* 和南非柏属 *Widdringtonia*)以及甜柏族 Libocedreae(包括:甜柏属 *Libocedrus*、巴布亚柏属 *Papuacedrus* 和南美柏属 *Austrocedrus*)。柏科 21 个属的地理分布可划分为 5 种类型,即:(1)杂交柏属系英国选出的属间杂交类型;(2)分布非洲、欧洲、亚洲和北美洲的属,有柏木属和圆柏属 2 个属;(3)东亚－北美洲际间断分布的属,有扁柏属、崖柏属和翠柏属 3 个属;(4)分布区较窄的属,包括西澳柏属、澳洲柏属、甜柏属、巴布亚柏属、南非柏属 5 个属;(5)单种属,包括福建柏属、海参威柏属、罗汉柏属、侧柏属、香漆柏属、杉叶柏属、塔斯曼柏属、智利柏属、南美柏属和白智利柏属等 10 个属。该科属的 3 个地理分布中心是:东亚(9 属)、北美西南部(5 属)、澳大利亚及其东部附近群岛(6 属)。此外,地中海沿岸分布 3 属,智利南部和阿根廷分布 3 属。

关键词　柏科;分类;地理分布

柏科 Cupressaceae 植物对气候和土壤有很强的适应能力,是传统的重要观赏树种。近年来由于注意到柏科树种在我国广大石灰岩山地绿化、防风固沙及水土保持等方面的重要作用,人们引种栽培这类树种的兴趣大增,结果,大约有 30 多种(变种)柏类被引入我国,接近国产种的数目,而且还将有更多的种类被引进。但是,目前国内十分缺乏有关境外柏类的系统资料,严重影响林业生产、植物材料交换和信息的交流。另外,柏科是一个分布区不断缩小的植物类群,单种属和寡种属占很高的比例,其明显的旱生形态与它在中生代时对干旱气候的适应以及后来对寒冷气候或高山气候的适应有关,但在第三纪时其种类数目和分布区均较现在广泛(Florin, 1963)。当前,对柏科的分类争议较大。综上所述,说明很有必要对柏科的分类、分布和系统发育等进行研究。

1　柏科与杉科的系统关系

柏科和杉科 Taxodiaceae 的主要区别是针叶叶序和果鳞的不同(郑万钧,傅立国,1978)。前者的叶和种鳞交叉对生或轮生,而后者为互生(水杉属 *Metasequoia* Miki ex Hu et Cheng 例外,为交叉对生)。此外,杉科多数属的花粉萌发孔附近有乳头状小突起。

柏科和杉科的形态特征有许多相似之处。如胚胎学、孢粉学、染色体数目以及雌球果高度合生的苞鳞的发育和形态等均很相似。两科的复合颈卵器有明显的边界,这在针叶树中很独特(Dogra,1984; Liu & Su,1983)。有丝分裂时原胚中游离细胞核 3 套或更少。花粉无气囊,无厚叶细胞。多数属的种子为种翅侧生,起源于种皮。每珠鳞的胚珠通常多

于 2,每孢子叶的小孢子囊一般多于 2。通过对形态性状的聚类分析(Hart,1987)和种子蛋白的免疫学比较(Price & Lowenstein,1989),结果表明,柏科和杉科组成一个自然类群,其中柏科起源于杉科。因此,近年来许多分类学家(主要是北美学者)主张把柏科、杉科合并成广义的柏科(Brunsfeld, 1994; Price & Lowenstein,1989; Hart,1987; Eckenwalder,1976)。

与柏科和杉科近缘的针叶树只有金松属 *Sciadopitys* Sieb. & Zucc.。该属有许多独特的性状,如条状叶"二针一束",短枝腋生等。所以,近年许多学者建议提升为科 Sciadopityaceae (Price & Lowenstein,1989; Hart,1987; Schlarbaum & Tsuchiya,1985)。

针叶树中染色体数目通常很稳定。金松属染色体基数 x=10,柏科(测定 16 属,其中北半球 10 属)和杉科(测定 9 属)的 x=11。绝大多数种类为二倍体 2n=22。两个单种属为多倍体,红杉属 *Sequoia* Endl. 为六倍体 2n=66,智利柏属 *Fitzroya* Hook. f. & Hook. 为四倍体 2n=44,在圆柏属 *Juniperus* L. 几个种的某些栽培品种中和日本花柏 *Chamaecyparis pisifera* Endl. 的少数变种中还发现有三倍体或四倍体。

本文仅讨论狭义的柏科分类与分布。

2 柏科的分类

自 1830 年 Bartling 建立柏科以来,许多学者对其分类进行过研究(Gadek & Quinn, 1993; Hart,1987; Eckenwalder, 1976; Gaussen,1968; Li,1953; Janchen,1949; Moseley, 1943; Pilger,1926; Saxton,1913; Endlicher,1847),其中 Li 的系统应用最广,许多研究支持他的亚科级分类,但族级以下的分类争议较大(Gadek & Quinn, 1993, 1988, 1985, 1983; Quinn & Gadek, 1988; de Laubenfels,1988; Hart,1987; Boutelje,1955)。

2.1 亚科级的分类

李惠林(Li, 1953)根据可育球果种鳞的着生方式将柏科划分为 2 亚科,即:柏木亚科 Cupressoideae, 球果种鳞数目较多(通常 6~12 片)、覆瓦状排列、分布北半球;澳洲柏亚科 Callitroideae, 球果种鳞数目较少(多为 4~6 片)、瓣状排列、分布南半球。但是,两亚科在这一性状上的分异并不象期望的那样明显。第一,柏木亚科的许多属,其种鳞只稍微覆盖或不覆盖,如柏木属 *Cupressus* Endl. 的种鳞就并不覆盖(Hart&Price,1994);第二,柏木亚科内种鳞数目较多的各属中,其球果最下部种鳞的排列也多呈瓣状,与种鳞数目较少的澳洲柏亚科各属的种鳞排列类似;第三,在澳洲柏亚科各属中,未成熟球果种鳞的排列也部分覆盖,成熟后才变成瓣状排列;第四,种鳞瓣状排列的情况也见于柏木亚科的某些属中,如海参威柏属 *Microbiota* Kom.、翠柏属 *Calocedrus* Kurz.、圆柏属等。此外,阿拉斯加扁柏 *Chamaecyparis nootkatensis* Spach 的种鳞常由 6~8 片减少到 4 片,呈瓣状排列。正如 de Laubenfels(1965)所说,"球果种鳞的瓣状排列是种鳞数目减少的结果。"

我们认为,柏木亚科与澳洲柏亚科的主要区别在于球果可育种鳞的着生位置。前者是上部种鳞不育,种子只见于中部和(或)下部种鳞,而后者则是上部种鳞可育。实际上,柏木亚科是中部种鳞可育,当最外层种鳞退化后出现下部种鳞可育的情况,如海参威柏属、翠柏属、圆柏属等。圆柏属中常出现种鳞 3 片、每种鳞各具 1 种子的情况。该属中最原始的类型可以用叙利亚刺柏 *J. drupaceae* Labill. 来说明。该种的种鳞 9,成 3 轮,上、

下部种鳞均不育,只中部种鳞各具1种子。杉科中柳杉属 *Cryptomeria* D. Don 有时会从可育球果中长出新梢,是这种类型的返祖现象。澳洲柏亚科实际上是上部种鳞(有时部分中部种鳞)可育、而下部种鳞不育的方式。其原始类型见于智利柏属,该属的种鳞9,成3轮,上部种鳞各具2~6种子,中部种鳞各具0~1种子,下部种鳞则不具种子。当最下部种鳞退化后出现所有种鳞均可育的情形,如西澳柏属 *Actinostrobus* Miq.、澳洲柏属 *Callitris* Vent.、南非柏属 *Widdringtonia* Endl. 和杉叶柏属 *Neocallitropsis* Florin 等。

2.2 分族新纲要(见分类检索表)

亚科1. **柏木亚科**

Subfam. **Cupressoideae** Saxton in Ann. Bot. **27**:577. 1913; Li in Jour. Arn. Arb. **34**: 22. 1953; Florin in Kessel ed. Century Prog. Nat. Sci. 323. 1955; Krussmann, Man. Cult. Conif. 22. 1983.

球果上部种鳞不育;种鳞数较多,6~12(16)片,稀2~4片,覆瓦状排列,有时为瓣状排列。分布北半球。包括4个族:柏木族、侧柏族、圆柏族和香漆柏族。

族1. **柏木族**

Trib. 1. **Cupresseae** Endl., Syn. Conif. 46. 1847; Li in Jour. Arn. Arb. **34**:22. 1953; Krussmann, Man. Cult. Conif. 22. 1983.——*Cupressoideae* Pilger in Engler u. Prantl, Die Naturlichen Pflanzenfam. ed. 2. **13**:39. 1926; Cheng et Fu in Fl. Reip. Pop. Sin., **7**:328, 1978.

球果种鳞数目较多,4~8对,木质盾形;发育种鳞2~3对,各具5~20粒种子,种子两侧具翅;鳞叶不成节,交叉对生;子叶较多(2~5)。

这是比较原始的类群,包括4个属。

扁柏属 Chamaecyparis Spach in Hist. Nat. Veg. Phan. **11**:329. 1841——*Retinispora* Sieb. & Zucc., Fl. Jap. **2**:38. 1844.——*Cupressus* L., Sp. Pl. 1003. 1753. in part.

杂交柏属 新拟 ×**Cupressocyparis**(*Cupressus* × *Chamaecyparis*)Dallimore in Hand-List Conif. Roy. Bot. Gard. Kew, ed. 4. 37. 1938.

本属为英国发现的属间天然杂交后代。

柏木属 Cupressus L., Sp. Pl. 294. 1737.

福建柏属 Fokeinia Henry & Thomas, Gard. Chron. ser. 3. **49**:66. 1911.——*Cupressus* Dunn in Jour. Linn. Soc. Bot. **38**:367. 1908.

种鳞数目较多这一特性还出现在侧柏族中。可育种鳞各具5粒以上种子者还见于罗汉柏属 *Thujopsis* Sieb. & Zucc. 和南半球的澳洲柏属、南非柏属、智利柏和杉叶柏属中。

族2. **侧柏族**

Trib. 2. **Thujopsideae** Endl., Syn. Conif. 46. 1847; Li in Jour. Arn. Arb. **34**:22. 1953; Krussmann, Man. Cult. Conif. 22. 1983.——*Thujoideae* Pilger in Engler u. Prantl, Die Naturlichen Pflanzenfam. ed. 2. **13**:377. 1926; Cheng et Fu in Fl. Reip. Pop. Sin., **7**:314, 1978.

鳞叶不成节,交叉对生;球果当年成熟,熟时张开;种鳞木质或近革质,扁平或鳞背隆起,但不为盾形,种鳞3~8对,其中2~3对可育;种子通常有翅(侧柏属无翅)。

分类检索表

1. 球果上部种鳞不育;种鳞数目较多, 6~12(16)片,稀2~4片,覆瓦状排列,有时为瓣状排列 ……………………………………………………………………………… 亚科1: **柏木亚科 Cupressoideae**

2. 雌雄同株;球果的种鳞木质或近革质,对生,熟时张开;种子通常有翅(*Platycladus* 无翅)。

3. 鳞叶不成节,交叉对生; 种鳞3~8对, 其中2~3对可育。

4. 种鳞盾形;球果第二年或当年成熟 …………………………………… 族1: **柏木族 Cupresseae**

5. 鳞叶小,长2 mm以内;种鳞4~8对,种子两侧具窄翅。

6. 发育的种鳞各具5至多粒种子;有叶小枝不排成平面(稀排成平面);球果第二年成熟(分布欧、亚、北美和北非) …………………………………………………… **柏木属 Cupressus**

6. 发育的种鳞各具3(2~5)粒种子;有叶小枝排成平面(某些栽培品种例外);球果当年(稀第二年) 成熟(分布东亚和北美) ………………………………………… **扁柏属 Chamaecyparis**

5. 鳞叶较大,两侧鳞叶长3~6(10) mm; 种鳞6~8对,种子上部具2个大小不等的翅; 发育的种鳞各 具2粒种子(分布中国及越南北部) ……………………………… **福建柏属 Fokeinia**

4. 种鳞扁平或鳞背隆起,薄或较厚,但不为盾形; 球果当年成熟。 … 族2: **侧柏族 Thujopsideae**

7. 鳞叶较大,两侧的鳞叶长4~7 mm,下面有明显的宽白粉带;球果近球形,发育的种鳞各具3~5粒种子;种子两侧具翅(特产日本) ……………………………… **罗汉柏属 Thujopsis**

7. 鳞叶较小,长4 mm以内,下面无明显的白粉带;球果卵圆形或卵状矩圆形,中部的2~4对种鳞可育, 各具1~3粒种子。

8. 有叶小枝平展或近平展;种鳞4~6对,薄,背面无尖头,发育种鳞各具2~3粒种子;种子两侧有窄翅(分布东亚和北美)………………………………………………… **崖柏属 Thuja**

8. 有叶小枝直展或斜展;种鳞1~4对,背面有一小尖头,发育的种鳞各具1~2粒种子;种子无翅 (分布中国、日本、朝鲜) ……………………………………………… **侧柏属 Platycladus**

3. 鳞叶明显成节,4叶一轮; 种鳞3对(最内一对结合而生)或2对(瓣状排列); 其中1对种鳞可育 ……………………………………………………………………… 族3: **香漆柏族 Tetraclineae**

9. 球果种鳞3对,最内1对结合而生,仅中间1对发育,各具2种子;种子上部具2个不等长的翅(分布 东亚和北美西南部) ……………………………………………… **翠柏属 Calocedrus**

9. 球果种鳞2对,瓣状排列,发育种鳞各具2~3种子,种子有翅(分布非洲西北和西班牙沿岸山地) ………………………………………………………………… **香漆柏属 Tetraclinis**

2. 雌雄异株或同株;球果肉质,球形或卵圆形,由3~9片种鳞结合而生,熟时不张开或微张开(*Microbiota*,种鳞2~4合生成杯状,近木质);种子无翅 …………………………… 族4: **圆柏族 Junipereae**

10. 球果肉质,球形或卵圆形,由3~9片种鳞结合而生,熟时不张开;每球果通常1~4种子(分布欧、亚、北美和北非) ……………………………………………………… **圆柏属 Juniperus**

10. 种鳞2~4合生成杯状,近木质;每球果1种子(分布俄罗斯远东地区) ………………………………………………………………………… **海参威柏属 Microbiota**

1. 球果上部种鳞可育; 种鳞数目较少, 4~6(9)个,瓣状排列………… 亚科2: **澳洲柏亚科 Callitroideae**

11. 种鳞6~9片,每3~4片成2(3)轮; 鳞叶3~4叶轮生;或互生,成3列;小枝不成平面 ……………………………………………………………………… 族5: **澳洲柏族 Actinostrobeae**

12. 雌雄异株或同株,枝柔软下垂;叶条形,上宽下窄,有一宽绿色中脉,两侧各有一白色气孔带,每3叶轮生;球果无中轴;种鳞9片,成3轮,最内1轮(有时中间1轮)可育,各具2~6粒种子(分布智利和阿根廷) …………………………………………………… **智利柏属 Fitzroya**

12. 雌雄异株,枝不下垂;叶鳞形,每3~4叶轮生,或互生,成3列;球果有中轴;种鳞6 (8), 成2轮,

均可育,各具 1~9 粒种子;幼叶刺形。

13.鳞叶互生,成 3 列;球果基部有许多不育苞鳞;种鳞 6,可育种鳞各具 1~2 粒种子(分布澳大利亚西部) ………………………… **西澳柏属 Actinostrobus**

13.鳞叶每 3~4 叶轮生;球果基部无不育苞鳞;种鳞 6(8),可育种鳞各具 2~9 粒种子。

14.鳞叶 3(4)叶轮生,有节;种鳞 6(8),木质,发育种鳞各具 2~9 种子;种子有 2~3 翅(分布澳大利亚和新喀里多尼亚) ………………………… **澳洲柏属 Callitris**

14.鳞叶 4 叶轮生,密生小枝,类似南洋杉 *Araucaria* 叶; 种鳞 8,不为木质; 发育种鳞各具 2~5 种子; 种子通常无翅(分布新喀里多尼亚) ………………………… **杉叶柏属 Neocallitropsis**

11.球果种鳞 2 对,稀 5~6 片;鳞叶交叉对生,稀 3~4 叶轮生;小枝排成平面或不成平面。

15.小枝排成平面;鳞叶二型;发育种鳞 2 片,各具 1~2 种子;种翅 2,极不对称 ………………………… 族 6: **甜柏族 Libocedreae**

16.鳞叶不成节,两面有气孔线,叶缘明显;种鳞背面近顶端有一小尖头;内、外种鳞长度之比为 1~3; 雄花小孢子叶 6~10 个(分布新喀里多尼亚和新西兰) ………………………… **甜柏属 Libocedrus**

16.鳞叶成节,下面有白色斑点或无;种鳞背面有一小突起(非尖头);内、外种鳞长度比值约为 2~3。

17.种鳞革质,突起位于背面下半部;幼叶草质,明显二型,下面无白色气孔;雄花小孢子叶较多,10 个, 每 4 个轮生(分布巴布亚新几内亚) ………………………… **巴布亚柏属 Papuacedrus**

17.种鳞木质,突起位于背面近顶端;幼叶不为草质;鳞叶下面有白色斑点;雄花小孢子叶较少,约 20 个,对生(分布智利和阿根廷) ………………………… **南美柏属 Austrocedrus**

15.小枝不排成平面;鳞叶同型;发育种鳞 2 片,各具 2 或 5 至多粒种子;种翅有或无,对称或不对称 ………………………… 族 7: **南非柏族 Widdringtoneae**

18.雌雄同株,稀异株;雌球花 1~3 腋生;发育种鳞各具 5 至多粒种子;种子有翅或无翅;大树有刺叶(分 布非洲南部和东南部) ………………………… **南非柏属 Widdringtonia**

18.雌雄异株;雌球花单生枝顶;发育种鳞各具 2 种子;种子有翅;大树无刺叶。

19.鳞叶细小,二型,紧贴小枝;球果小;种鳞中部有小尖头;种子有 2~3 翅(分布澳大利亚的塔斯马尼亚岛) ………………………… **塔斯曼柏属 Diselma**

19.鳞叶较大,同型;不紧贴小枝;种鳞近顶部有突起;种子有 2 不等翅(分布智利和阿根廷) ………………………… **白智利柏属 Pilgerodendron**

这是介于柏木族和圆柏族之间的类型,包括 3 个属。

侧柏属 Platycladus Spach, Hist. Nat. Veg. Phan. **11**:333. 1842.——*Biota* Endl., Syn. Conif. 46.1847.——*Thuja* subgen. *Biota* Engler in Nat. Pflanzenfam. Nachtr. 25. 1897.

崖柏属 Thuja L., Sp. Pl. **2**:1002. 1753.

罗汉柏属 Thujopsis Sieb. & Zucc., Fl. Japon. **2**:32. 1842.——*Thuja* Linn. f., Suppl. 420. 1781.

族 3.　**香漆柏族**　新拟

Trib. 3. **Tetraclineae** Li in Jour. Arn. Arb. **34**:22. 1953; Krussmann, Man. Cult. Conif. 21. 1983.

鳞叶明显成节,4 叶轮生;种鳞木质或近革质,熟时张开,种鳞 3 对(最内 1 对结合而生)或 2 对(瓣状排列),其中 1 对可育;种子有翅。

包括 2 个属。

翠柏属 Calocedrus Kurz. in J. Bot. (London) **11**:196. 1873.——*Heydería* K. Koch, Dendr. **2**:179. 1873. ——*Libocedrus* Bentham & Hooker Gen. Pl. **3**:426. 1880.

香漆柏属 新拟 **Tetraclinis** Masters in J. Roy. Hort. Soc. **14**:250. 1892.——*Callitris* Vent., Dec. Gen. Nov. 10. 1808.

翠柏属时常被置于澳洲柏亚科的甜柏族中,但从种鳞的发育方式来看,显然应归入柏木亚科中。Li 把它归入侧柏族。我们认为该属有一些比较特殊的性状,其分类地位有待进一步研究。(1)种鳞 3 对,最内 1 对合生,与海参威柏属和圆柏属类似。(2)仅中间 1 对种鳞可育,各具 2 粒种子,与香漆柏属相近。(3)种子有 2 个不对称种翅,这种情况还见于福建柏属和澳洲柏亚科的几个属。(4)有叶小枝排成一平面、鳞叶 4 叶轮生、明显成节。类似情况见于香漆柏属、巴布亚柏属 *Papuacedrus* Li 和南美柏属 *Austrocedrus* Florin & Bout.。

香漆柏属常被处理为澳洲柏亚科的单属族,但从种鳞发育方式看,显然应归入柏木亚科。其他一些研究,如种子蛋白、叶双黄酮、叶解剖和叶绿体 rbcL 等(Gadek & Quinn, 1993, 1988,1985)也支持上述归并。该属在柏木亚科中比较特殊,某些特性散见于南半球的属中,如:鳞叶 4 叶轮生,明显成节;球果种鳞 2 对、瓣状排列。针叶树中少见的侧生颈卵器复合群(lateral archegonia complex)出现于香漆柏属、西澳柏属、澳洲柏属、南非柏属以及杉科的红杉属和巨杉属 *Sequoiadendron* Buchh.,表明它们之间存在某种演化关系。

族 4. **圆柏族**

Trib. 4. **Junipereae** Neger, Conif. and Gymonosperman. 1 ~ 185. 1907; Li in Jour. Arn. Arb. **34**:22. 1953; Krussmann, Man. Cult. Conif. 22. 1983.——*Juniperoideae* Pilger in Engler u. Prantl, Die Naturlichen Pflanzenfam. ed. 2. **13**:396. 1926; Cheng et Fu in Fl. Reip. Pop. Sin.,**7**:347, 1978.

球果肉质,球形或卵圆形,由 3~9 片种鳞结合而生,熟时不张开或微张开(海参威柏属的种鳞 2~4 片合生成杯状,近木质);种子无翅。

这是柏科中一个有许多原始性状的相当进化的类群。包括 2 个属。

圆柏属 Juniperus L. Sp. Pl. **2**: 1038. 1753.——*Sabina* Mill., Gard. Dict. 3. 1754.——*Arceuthos* Antoine, Vienna. 1857.

海参威柏属 新拟 **Microbiota** Kom. in Not. Syst. Herb. Bot. Petrop. **4**: 180. f. 1923.

海参威柏属在 Li 系统中被置于侧柏族。我们同意 Florin 的观点,把它归入圆柏族。理由是:该属(1)每球果种子仅 1 粒,这种特性在整个柏科中还出现于圆柏属。(2)种鳞 2~4 片合生成杯状,革质,这可与圆柏属相比。(3)种子无翅,还见于圆柏属、侧柏属和南半球的杉叶柏属,在南非柏属中也可见到。(4)雌雄异株,还出现于圆柏属中和南半球的智利柏属、白智利柏属 *Pilgerodendron* Florin、塔斯曼柏属 *Diselma* Hooker 等,亦偶见于南非柏属。(5)成熟植株中有少量的刺形叶,这种特性在圆柏属中常见,偶出现在南半球的西澳柏属,而幼株刺叶则在柏科各属中均可见到,因此,成熟植株的刺叶是一种"幼态成熟(Neotony)"的表现,可能是对长期干旱气候(而不是季节性干旱气候)的一种适应。(6)

抗寒能力强,常见于高山的树木线以上,呈灌木状。在柏科中抗寒力强的种类还有欧洲刺柏 *J. communis* L.和南半球的智利柏及塔斯曼柏。

亚科 2. **澳洲柏亚科** 新拟

Subfam. 2. **Callitroideae** Saxton in Ann. Bot. **27**:577~605. 1913; Li in Jour. Arn. Arb. **34**:22. 1953; Florin in Kessel ed. Century Prog. Nat. Sci. 323. 1955; Krussmann, Man. Cult. Conif. 20. 1983.

球果上部种鳞可育;种鳞数目较少,4~6(9)片,瓣状排列。分布南半球。包括 3 个族:澳洲柏族、南非柏族和甜柏族。

族 5. **澳洲柏族** 新拟

Trib. 5. **Actinostrobeae** Endl. Syn. Conif. 48. 1847; Li in Jour. Arn. Arb. **34**:22. 1953; Krussmann, Man. Cult. Conif. 20. 1983.

鳞叶同型,明显成节,3~4 叶轮生,或互生成 3 列;球果种鳞 6~9 片,每 3~4 片轮生,成 2(3)轮,木质,可育种鳞各具 2~9(稀 1)粒种子;种子通常有 2~3 翅。

为澳洲柏亚科的原始类群,包括 4 个属。

西澳柏属 新拟 **Actinostrobus** Miq., Lehm. Pl. Preissian. **1**:644. 1845.——*Callitris* Vent., Decad. Gen. Nov. 10. 1808.

澳洲柏属 **Callitris** Vent., Decad. Gen. Nov. 10. 1808.——*Octoclinis* Muell., Trans. Philos. Inst. Vic. **2**:22. 1858.——*Cupressus* L., Sp. Pl. 294. 1737.——*Thuja* Hook. in Loud. J. Bot. **1**:571. 1842.

智利柏属 **Fitzroya** Hook. f & Hooker in Bot. Mag. Pl. 4616. 1851.

杉叶柏属 新拟 **Neocallitropsis** Florin, Paleontograph. **1**:35. 1944.——*Callitropsis* Compton in J. Linn. Soc. **45**:433. 1922.——*Libocedrus* Endl., Syn. Conif. 42. 1847.

杉叶柏属常被置于甜柏族。我们认为应归入澳洲柏族,因为其种鳞数目和排列方式与海岸澳洲柏 *C. macleayana* Mueller 相似,小枝和鳞叶排列方式与澳洲柏族相近。此外,种子通常无翅,这在澳洲柏亚科只出现在南非柏属和柏木亚科的几个属中。

族 6. **甜柏族** 新拟

Trib. 6. **Libocedreae** Li in Jour. Arn. Arb. **34**:22. 1953; Krussmann, Man. Cult. Conf. 21. 1983.

在 Li 的系统中的甜柏族,杉叶柏属已被作者归入澳洲柏族,余下的 6 个属还可划分为两大类型。我们把有叶小枝排成一平面的属作为甜柏族的成员,因为这种特性在澳洲柏亚科中少见。而把其余的属成立一个新族,即南非柏族(Widdringtoneae,见后文)。

这是一个比较进化的类群。其特征是:生鳞叶小枝排成一平面;鳞叶二型,交叉对生;种鳞 2 对,木质,上部 1 对发育,各具 1~2 种子;种子有 2 个极不对称的种翅。

包括 3 个属。

南美柏属 新拟 **Austrocedrus** Florin & Boutelje in Acta Hort. Berg. **17**:28. 1954.——*Thuja* L. Sp. Pl. **2**:1002. 1753.——*Libocedrus* Endl., Syn. Conif. 42. 1847.

甜柏属 新拟 **Libocedrus** Endl., Syn. Conif. 42. 1847.——*Thuja* L. Sp. Pl. **2**: 1002. 1753.

巴布亚柏属 新拟 **Papuacedrus** Li in Jour. Arn. Arb. **34**:22.1953.——*Libocedrus* Endl., Syn. Conif. 42. 1847.

由 S.L. Endlicher 成立的甜柏属,最初包括 13 个种。1930 年 R. Florin 从中分出白智利柏属。1953 年 H.L. Li 对该属进行了重新整理,分出巴布亚柏属。1954 年 R. Florin & J.B. Boutelje 又从甜柏属中分出南美柏属。但有些学者仍赞成广义的甜柏属,如 D.J. de Laubenfels(1988), J.A. Eckenwalder(1976)。

族 7. **南非柏族** 新族

Trib.7. **Widdringtoneae** Z.P Jiang, trib. nov.

Ramuli foliiferi non filicina. Folia squamiformia monomorpha, decussata, raro 3～4 verticillata. Squamae strobili 2-jugae, raro 5～6, 1-jugae superiores fertiles, semina per quamque squamam 2,5 vel multae, saepe alata.

Typus: *Widdringtonia* Endl.

Genera 3, *Pilgerodendron*, *Diselma* et *Widdringtonia*.

有叶小枝不排成平面。鳞叶同型,交叉对生,稀 3～4 叶轮生。球果种鳞 2 对,稀 5～6 片;上部 1 对种鳞可育,各具 2 或 5 至多粒种子;种子通常有翅。

这是介于上述两个族之间的过渡类型,包括 3 个属。

塔斯曼柏属 新拟 **Diselma** Hook. Flor. Tasman. **1**: Pl. 98. 1860.——*Fitzroya* Benth. & Hook., Gen. Pl. **3**:440. 1880.

白智利柏属 新拟 **Pilgerodendron** Florin, Svensk Bot. Tidskr. 1930.——*Libocedrus* Pilger in Engler & Prantl. Die Naturlichen Pflanzenfam. ed. 2. **13**:386. 1926.

南非柏属 新拟 **Widdringtonia** Endl., Gen. Pl. Suppl. **2**:25. 1842.——*Cupressus* L., Sp. Pl. 294. 1737.——*Callitris* Vent. Decad. Gen. Nov. 10. 1808.

胚胎学研究表明,南非柏属与西澳柏属、澳洲柏属近缘(Dogra,1984; Sing,1978; Doyle & Breman,1972)。

3 柏科各属的地理分布

柏科 20 个属的地理分布(不考虑杂交柏属)可划分为 4 种类型(图 1,图 2)。

3.1 在欧洲、亚洲、北美洲和非洲均有分布的属

包括圆柏属和柏木属 2 个属。

圆柏属共 59 种 17 变种,是针叶树种中的第二大属。其化石出现较晚,第三纪中、后期才开始被发现,且在当时的植被中不占重要地位(Florin,1963; 克里什托弗维奇著,姚兆奇等译,1965)。而今广泛分布北半球,向北可达北极圈附近的森林北界,垂直分布可至高山树木线附近,向南可抵非洲东部 18°S 的地区(柏木亚科中唯一可分布到南纬的属)。多数学者认为,该属可分为 3 亚属,其中叙利亚刺柏亚属 Subg. *Caryocedrus* 最原始,刺柏亚属 Subg. *Oxycedrus* 与叙利亚刺柏亚属来源于同一祖先,而圆柏亚属 Subg. *Sabina* 最进化,起源于刺柏亚属。

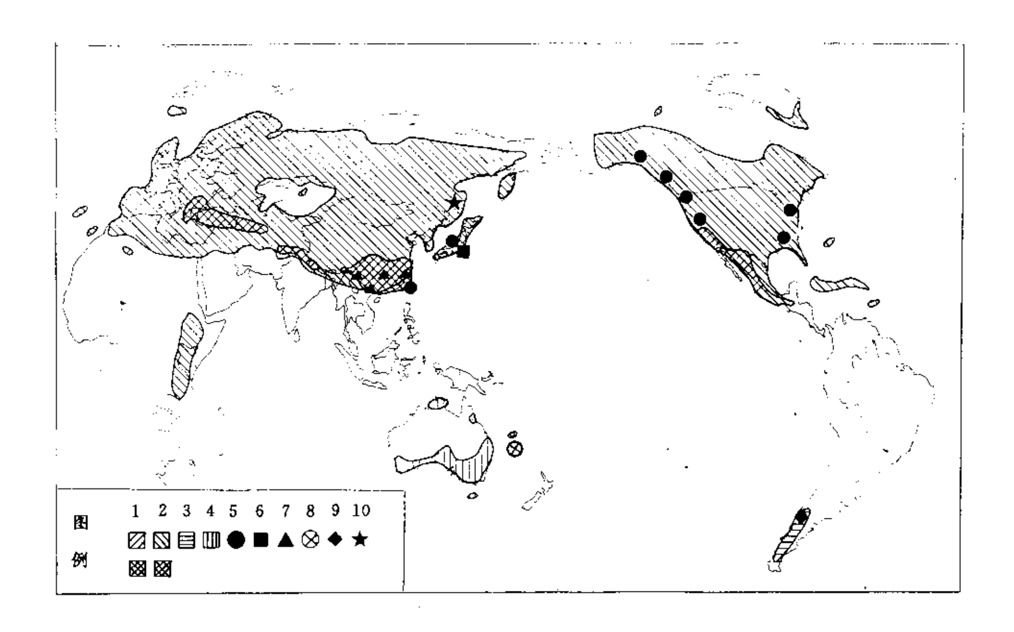


图 1　柏科各属地理分布

Fig 1　Distribution of the Cupressaceae　1. *Cupressus*; 2. *Juniperus*; 3. *Pilgerodendron*; 4. *Callitris*; 5. *Chamaecyparis*; 6. *Thujopsis*; 7. *Fokeinia*; 8. *Neocallitropsis*; 9. *Fitzroya*; 10. *Microbiota*.

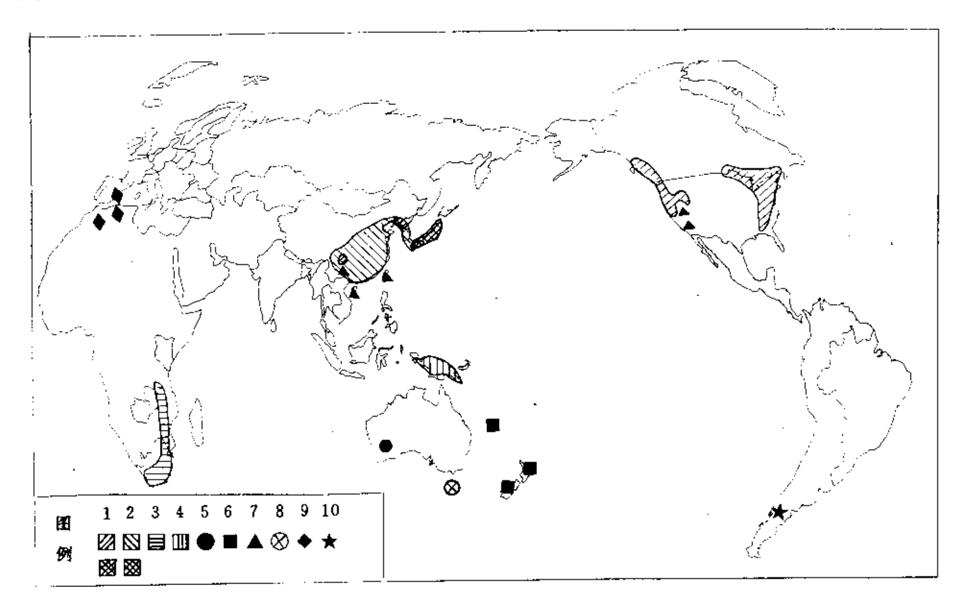


图 2　柏科各属地理分布(续)

Fig 2　Distribution of the Cupressaceae (Cont.)　1. *Thuja*; 2. *Platycladus*; 3. *Widdringtonia*; 4. *Papuacedrus*; 5. *Actinostrobus*; 6. *Libocedrus*; 7. *Calocedrus*; 8. *Diselma*; 9. *Tetraclinis*; 10. *Austrocedrus*.

叙利亚刺柏亚属,1 种,分布小亚细亚至希腊。刺柏亚属 10 种 4 变种,分布欧洲、非洲西北沿岸和亚洲,仅 1 种见于北美。4 个广布种,即:欧洲刺柏(欧亚,北非和北美)、西北利亚刺柏(*J. sibirica* Burgd.,西北利亚,在我国分布东北至西藏)、刺桧(*J. oxycedrus*

L.,地中海至伊朗)和刺柏(*J. formosana* Hayata,中国秦岭以南大陆和台湾),3种产中国东北及其邻近地区,其余3种分别见于大西洋亚速尔岛、加那利群岛和高加索地区。圆柏亚属48种13变种,广布欧、亚、非和北美。5个广布种,即:叉子圆柏(*J. sabina* L.,南欧至亚洲北部)、圆柏(*J. chinensis* Ant.,中国、蒙古和日本)、北美垂枝柏(*J. horizontalis* Moench.,北美中、北部)、铅笔柏(*J. virginiana* L.,北美落基山脉以东)以及墨西哥垂枝柏(*J. flaccida* Schlecht.,墨西哥山地)。我国西南及其邻近地区20种(变种),北美西南部24种(变种),地中海沿岸至中亚12种(变种),非洲东部1种。该亚属目前在墨西哥高原及其邻近的美国西南地区的分化仍很激烈。因此,圆柏属有3个多样性分布中心,即:(1)地中海-中东地区,尤其是从希腊至巴基斯坦;(2)中国西部山地,尤其是四川和甘肃;以及(3)墨西哥中部高原山地。显然,中国西南至地中海地区为原始分布中心,种类和类型都比较多;而北美西部为次生分布中心,种类多,但类型少。

柏木属16种10变种,间断分布于非洲北部、欧洲、亚洲和北美洲。除柏木(*C. funebris* Endl.,中国)、地中海柏(*C. sempervirens* L.,希腊至伊朗)和墨西哥柏(*C. lusitanica* Mill.,墨西哥至洪都拉斯)3个种分布较广外,其余种类的天然分布区非常有限,属濒危物种,如分布非洲撒哈拉塔西里山区的阿尔及利亚柏 *C. dupreziana* Camus 是世界上12种最濒危的针叶树之一。但在地史上,其分布较今为广,如在中新世时尚见于美国东南的密西西比州、中新世至上新世时常见于欧洲的法国、德国、波兰、意大利、保加利亚等国(Palamarev,1989; Florin, 1963)。该属可分为美洲类型和欧亚类型两大类。美洲类型8种8变种,主要分布美国西南部,仅1种分布至中美洲。欧亚类型8种2变种,又可分为3个亚类型,即(1)中国5种;(2)喜马拉雅2种;(3)地中海4种(变种)。因此,该属有3个分布中心,即北美西南部、中国西南部和地中海地区。其原始类型出现欧亚地区。

3.2 东亚-北美洲洲际间断分布的属

包括扁柏属、崖柏属和翠柏属3个属。

扁柏属6种1变种。北美西部2种,美国东部1种,日本2种,我国台湾1种1变种。东亚种类分布于沿岸岛屿,而北美种类分布沿岸山地,分布区较广。其化石在第三纪时见于欧洲,始新世时见于中亚,上新世见于俄罗斯乌拉尔山区(Florin,1963)。

崖柏属5种。北美西部1种,北美东部1种,日本1种,朝鲜和我国吉林1种,四川1种。该属在东亚呈不连续分布,而在北美的分布广泛得多,特别是北美香柏 *T. occidentalis* L.分布最广。其化石早在侏罗纪即已发现,在白垩纪常见于太平洋地区的北部和北极地区。与之有关的现已绝灭的 *Moriconia* 属见于晚白垩纪的美国东南、西欧和格陵兰岛(Florin,1963; 克里什托弗维奇著,姚兆奇等译,1965)。

翠柏属2种1变种。美国西南部1种,从俄勒冈至下加利福尼亚,多见于海拔900~2500 m山地。东亚南部1种1变种,不连续分布于我国台湾、海南、桂北、黔西、云南和缅甸、越南等地,海拔900~1700 m有片林。发现于西北利亚东北部晚白垩纪、加拿大古新世和西欧第三纪的 *Libocedrus* 属化石,比较正确的做法是归入翠柏属。

可见,这3个属在东亚呈间断分布,而在北美多为连续分布。

"东亚-北美东部"这一有趣的洲际间断分布现象早在1846年就为Asa Gray等植物学家所注意(吴征镒,1991)。通常认为其迁移路线是通过白令陆桥实现的。近年来,有人

提出了"亚洲－欧洲－西印度群岛"这一迁移路线(Tiffney, 1985),地质事件、化石资料和现代裸子植物的对应关系都提供了不少证据。此外,还有人认为存在"东亚－太平洋群岛－北美"的迁移路线,因为夏威夷虽然距北美近,但其植物区系与亚洲的更接近(塔赫他间著,黄观程译,1988)。

3.3 分布区较窄的属

包括西澳柏属、澳洲柏属、巴布亚柏属、甜柏属和南非柏属等5个属。

西澳柏属3种,分布澳大利亚西南部的碱性沙地平原。澳洲柏属15种3变种。其中澳大利亚大陆12种3变种,以东南部地区最多;塔斯马尼亚岛1种;新喀里多尼亚2种。巴布亚柏属3种,分布新几内亚山地。甜柏属5种,新西兰2种,新喀里多尼亚3种。南非柏属3种,分布南非和非洲东南部,最北可达南纬16°。

3.4 单种属

包括福建柏属、海参威柏属、罗汉柏属、侧柏属、香漆柏属、杉叶柏属、塔斯曼柏属、智利柏属、南美柏属和白智利柏属等10个属。

福建柏属不连续分布于我国浙南、闽、赣南、湘南、广东、桂北、黔、川南、滇等省区海拔1800 m以下地带,以及越南北部。海参威柏属分布俄罗斯远东Sikhote-Alin地区,在亚高山地带广泛形成灌木林。罗汉柏属分布日本。侧柏属分布中国、日本和朝鲜。

香漆柏属分布北非西部和西班牙东南。在第三纪时常见于欧洲,东到保加利亚和罗马尼亚,北到波兰,表明此时期该属曾广布于古地中海西北沿岸(Palamarev,1989)。此外,与之有关的化石属 *Frenelopsis* 见于白垩纪的美国东部、中部和欧洲(Florin,1963)。

杉叶柏属分布新喀里多尼亚。塔斯曼柏属分布澳大利亚的塔斯马尼亚岛西部山区,可达树木线附近。南美柏属、智利柏属以及白智利柏属分布智利南部和阿根廷(34～44°S)安第斯山地森林与干旱地区交界的地方。其中智利柏属可分布到靠近南极的无夏季的森林南界。

综上所述,柏科属的3个地理分布中心是:(1)东亚,有柏木属、圆柏属、扁柏属、崖柏属、翠柏属、福建柏属、海参威柏属、罗汉柏属和侧柏属9个属;(2)北美西南部,有柏木属、圆柏属、扁柏属、崖柏属和翠柏属5个属;(3)澳大利亚及其周边群岛(新西兰、塔斯马尼亚、新喀里多尼亚、巴布亚新几内亚),有西澳柏属、澳洲柏属、巴布亚柏属、甜柏属、杉叶柏属和塔斯曼柏属6个属。此外,地中海沿岸有柏木属、圆柏属和香漆柏属3个属,智利南部和阿根廷有智利柏属、南美柏属和白智利柏属等3个属。

有关柏科各属的系统演化、迁移路线以及分布区和分布中心的形成原因等问题,有待进一步的研究探讨。

参 考 文 献

吴征镒, 1991. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究,增刊Ⅳ:1～139
克里什托弗维奇(1957)著,姚兆奇等译,1965. 古植物学. 北京:中国工业出版社
郑万钧,傅立国, 1978. 柏科.中国植物志.第7卷. 北京:科学出版社
塔赫他间(1978)著,黄观程译,1988. 世界植物区系区划. 北京:科学出版社
Boutelje J B,1955. The wood anatomy of *Libocedrus* Endl. s.l. and *Fitzroya* Hook. Acta Hort Berg, **17**: 177～216
Brunsfeld S J *et al.*, 1994. Phylogenetic relationships among the genera of Taxodiaceae and Cupressaceae: Evidence from rbcL sequences. Syst Bot, **19**(2):253～262

de Laubenfels D J, 1965. The relationships of *Fitzroya cupressoides Johnston* and *Diselma archeri* Hooker based on morphological considerations. Phytomorphology, **15**(4):414~419

de Laubenfels. D J, 1988. Cupressaceae. Fl Males, Groningen: Wolters Noordhooff Publ, I, **10**(3):444~447

Dogra P D, 1984. The embryology, breeding systems, and seed sterility in Cupressaceae —— a monograph. Glimpses Pl. Res, **6**:1~113

Doyle J, Breman M, 1972. Cleavage polyembryony in conifers and taxads —— a survey. II. Cupressaceae, Pinaceae and conclusions. Sci Proc Roy Dublin Soc, A**4**:137~158

Eckenwalder J A, 1976. Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae: a proposed merger. Madrono, **23**: 237~256

Endlicher S L, 1847. Synopsis Coniferum. Switzerland: St. Gall

Florin R, 1963. The distribution of conifer and taxad genera in time and space. Acta Horti Berg, **20**:121~312

Gadek P A, Quinn C J, 1983. Biflavones of the subfamily Callitroideae, Cuppressaceae. Phytochemistry, **22** (4):969~972

Gadek P A, Quinn C J, 1985. Biflavones of the subfamily Cupressoideae, Cuppressaceae. Phytochemistry, **24** (2):267~272

Gadek P A, Quinn C J, 1988. Pitting of transfusion tracheids in Cuppressaceae. Australian J Bot, **36**: 81~92

Gadek P A, Quinn C J, 1993. An analysis of relationships within the Cuppressaceae sense stricto based on rb-cL sequences. Ann Missouri Bot Gard, **80**(3):581~586

Gaussen H, 1968. Les Cupressaceae. Trav Lab Forest Toulouse. Tome II, **1**: 1~326

Hart J A, 1987. A cladistic analysis of conifers: preliminary results. J Arnold Arb, **68**:269~307

Janchen E, 1949. Das System der Koniferen. Sitz.-ber. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Wien I, **158**:155~262

Krussmann G, 1983. Mannual of Cultivated Conifers. Portlan: Timber Press

Li H L, 1953. A reclassification of *Libocedrus* and Cupressaceae. J Arnold Arb, **34**:17~35

Liu T S, Su H J, 1983. Biosystematic studies on *Taiwania* and numerical evaluations of the systematics of Taxodiaceae. Taiwan Mus Spe Publ, **2**:1~113

Moseley M F, 1943. Contributions to the life history, morphology, and phylogeny of *Widdringtonia cupressoides*. Llydia, **6**:109~132

Palamarev E, 1989. Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora. Plant Syst Evol, **162**:93~107

Pilger R, 1926. Cupressaceae. In: Engler A & Prantl K ed. Die Nat. Pflanzenfam. Band 13. 2nd ed. Leipzig: Verlag Von Wilhelm Engelmann, 361~403

Price R A, Lowenstein J M , 1989. An immunological comparison of the Schiadopityaceae, Taxodiaceae, and Cupressaceae. Syst Bot, **14**:141~149

Quinn C J, Gadek P A, 1988. Sequence of xylem differentiation in leaves of Cuppressaceae. Amer J Bot, **75** (9):1344~1351

Saxton W T, 1913. Contributions to the life history of *Tetraclinis articulata* Mast. with some notes on the phenogeny of the Cupressoideae and Callitroideae. Ann Bot, **27**:577~605

Schlarbaum S E, Tsuchiya T, 1985. Karyological derivation of *Schiadopitys verticillata* S. et Z. from a protaxodiaceous ancestor. Bot Gaz, **146**:264~267

Sing H, 1978. Embryology of Gymnosperms. In: Linsbauer K, Handbuch der Pflanzenanatomie. ed. 2. Band 10, Teil 2. Berlin: Gebruder Borntraeger

Tiffney B H, 1985. The eocene north Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and modern phyto-geograpgy of the North Hemsphere. J Arnold Arb, **66**(2): 243~273